

Über den Schleudermechanismus der Früchte von *Cyclanthera explodens* Naud.

von

Hermann Ritter v. Guttenberg.

Aus dem botanischen Institut der k. k. Universität in Graz.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. April 1910.)

Der Schleudermechanismus der Früchte von *Cyclanthera explodens* war bereits einmal Gegenstand einer Untersuchung. Hildebrand¹ hat ihm vor längerer Zeit seine Aufmerksamkeit zugewendet, seither aber scheint sich niemand mehr mit diesem interessanten Objekt beschäftigt zu haben. So hat z. B. Eichholz² bei seinen Untersuchungen über die Bewegungserscheinungen von Samen und Früchten *Cyclanthera* unberücksichtigt gelassen, Ludwig³ bringt nur eine allgemeine Schilderung und Jost⁴ einen kurzen Auszug der Hildebrand'schen Arbeit. Bei dieser Gelegenheit sei darauf aufmerksam gemacht, daß ein sinnstörender Druckfehler aus der Arbeit Hildebrand's in Jost's Pflanzenphysiologie übergegangen ist. Bei Hildebrand ist nämlich das Kapitel, welches *Cyclanthera*

¹ F. Hildebrand, Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 9 (1873), p. 535—276, Taf. XXIII—XXV.

² G. Eichholz, Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen. Ebenda, Bd. 17 (1886), p. 543 ff., Taf. XXXII—XXXV.

³ F. Ludwig, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1895, p. 332.

⁴ L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Jena 1908, p. 505.

explodens behandelt (l. c., p. 241), mit *Cyclanthera pedata* überschrieben, doch geht sowohl aus der Beschreibung als auch aus der Abbildung der Frucht hervor, daß die erstgenannte Spezies gemeint ist. Auch stellt Hildebrand die von ihm untersuchte Frucht p. 243 ausdrücklich *Cyclanthera pedata* gegenüber und die Figurenerklärung enthält die richtige Bezeichnung *C. explodens*.

Da die Fälle nicht gerade häufig sind, in welchen die Ausschleuderung der Samen durch die lebende Frucht bewirkt wird und Hildebrand offensichtlich manche Frage unbeantwortet gelassen hat, schien es mir eine dankbare Aufgabe, den Schleudermechanismus dieser Früchte neuerdings einer genaueren anatomischen und physiologischen Betrachtung zu unterziehen. Den äußeren Anlaß für die Untersuchung gab das reichliche Auftreten reifer Früchte an den im botanischen Garten zu Graz gezogenen Exemplaren dieser Pflanze im Herbst des Jahres 1909. Doch sei gleich hier bemerkt, daß meine Beobachtungen dadurch einen vorzeitigen Abschluß erhielten, daß alle Früchte bei einem unerwartet eingetretenen Frost zugrunde gingen. Immerhin glaube ich einige der wichtigsten Fragen beantwortet zu haben und will diese Resultate im folgenden kurz mitteilen.

Wie Hildebrand will auch ich mit einer Beschreibung der Frucht beginnen, doch kann ich dieselbe sehr kurz fassen, da die Frucht ziemlich allgemein bekannt ist und u. a. von Hildebrand und Jost abgebildet wurde. Die Frucht ist asymmetrisch gebaut und besitzt einerseits eine bleichgrüne, glatte, im großen ganzen konkave Seite, die wir als Bauchseite bezeichnen wollen, andererseits eine dunkelgrüne, mit weichen Stacheln reich besetzte und stark konvexe Rückenseite. Diese asymmetrische Gestaltung ist am jugendlichen Fruchtknoten noch nicht zu erkennen, sie ist hier nur durch das einseitige Auftreten der Stacheln angedeutet; erst beim Heranwachsen der Frucht kommt ihre eigenartig gekrümmte Form (Fig. 1a) zustande. Eine median der Länge nach halbierte, noch nicht ganz reife Frucht zeigt im Innern folgende Gestaltung. Der Bauchwand ist genau in der Medianebene eine fleischige Placenta angewachsen, welche beiderseits an zipfelförmigen

Fortsätzen (Funiculis) Samen trägt, deren Gesamtzahl zwischen sieben und neun schwankt.¹ An der Spitze der Frucht geht das Gewebe der Placenta in das der Rückenwand über. Beim Heranreifen der Frucht verdrängen die Samen das »Mark«, dem sie ursprünglich eingelagert sind, immer mehr, nur eine dünne Scheidewand, welche beide Samenreihen trennt und die Frucht in der Symmetrieebene durchzieht, bleibt bis zum Schluß erhalten. In der reifen Frucht hat sich die Placenta von der Bauchwand losgelöst, nur zu oberst ist sie über eine ganz kurze Strecke noch mit ihr verbunden. Die Verbindung mit der Rückenwand bleibt dagegen nach wie vor bestehen. Auf die morphologische Deutung der Frucht einzugehen, ist nicht meine Aufgabe. Bemerket sei nur, daß man annimmt, dieselbe bestehe aus drei Karpellblättern und an der Verwachsungstelle von zweien sei die Placenta zur Ausbildung gekommen.

Der anatomische Bau der Fruchtwand wurde zunächst derart studiert, daß reife, aber noch nicht aufgesprungene Früchte vorsichtig der Länge oder der Quere nach halbiert und nun entsprechende Schnitte angefertigt wurden. Zu äußerst findet sich eine allseits gleichartige Epidermis, deren kleine tafelförmige Zellen keinerlei Besonderheiten zeigen. In der Oberflächenansicht erscheinen diese Zellen annähernd isodiametrisch und mit geraden Wänden aneinander grenzend. Unter der Epidermis liegt ein eigenartiges Kollenchym (Fig. 2), dessen langgestreckte prosenchymatische Elemente in der Längsrichtung der Frucht verlaufen. Es sind an diesen vor allem die Tangentialwände stark verdickt, ferner auch die Zellecken, die Radialwände sind dagegen meist zarter. Tüpfel treten allseits ziemlich reichlich auf. Die Kollenchymschichte erreicht an der Rückenwand eine erheblich größere Mächtigkeit als an den übrigen Teilen der Fruchtwand; während sie nämlich an ersterer 0·2 bis 0·3 *mm* dick wird, beträgt ihr Querschnitt hier nur 0·1 bis 0·13 *mm*. Darauf folgt überall ein großzelliges Parenchym, welches durch seinen Chlorophyllgehalt die grün Färbung der Frucht bewirkt. Dieses

¹ Die Angabe in Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien, Bd. IV, 5, p. 38, wonach die *Cyclantherae* fünf Samen besitzen sollen, ist also unrichtig.

Parenchym ist an der Rückenwand etwas schwächer entwickelt, enthält hier aber viel reichlicher Chlorophyllkörner als an der Bauchwand. Stärkeeinschlüsse kommen allseits vor. Daran schließt sich an der Rückenwand, und zwar nur an dieser, ein eigenartiges Gewebe, das bereits Hildebrand — wenn auch nicht ganz richtig — beschrieben und abgebildet hat. Die Zellen dieses Gewebes sind in der Längsrichtung der Frucht gestreckt und besitzen zahlreiche Ausstülpungen, welche als ringförmige Wülste vorspringen (Fig. 3, 5). Diese Wülste verlaufen senkrecht zur Längsrichtung der Zellen um diese herum, ihre Zahl wird durch die Zelllänge bedingt und schwankt zwischen 5 und 12. Die Ringwülste benachbarter Zellen stoßen dabei fast immer mit ihren Kuppen aneinander, so daß eigenartige, allseits spitz endende Intercellularen zustande kommen. Es sei gleich hier bemerkt, daß nur intakte turgeszente Zellen das geschilderte Aussehen besitzen. An Querschnitten durch das Gewebe (Fig. 7) ist die Tatsache, daß jede der Ausstülpungen die Zelle ringförmig umschließt, noch deutlicher wahrzunehmen und Hildebrand's Angabe (l. c., p. 242), daß dies nur manchmal geschieht, nicht richtig. Aus diesem Grunde entspricht auch seine Abbildung (l. c., Taf. XXIII, Fig. 7) nicht ganz der Wirklichkeit. Das beschriebene Gewebe wird 0·7 bis 0·8 *mm* dick und ist um so charakteristischer, je mehr es sich der Höhlung der Frucht nähert. Zeigt es dort, wo es an das grüne Parenchym grenzt, noch Chlorophyllgehalt und geringe Wellung der Wände, so schwindet ersterer gegen das Fruchtinere zu gänzlich und die Vorwölbungen der Zellwände werden immer stärker. Dieses eigenartige Gewebe findet sich nicht, wie Hildebrand (l. c., p. 243) annimmt, an der ganzen Fruchtwand, sondern tritt, wie schon betont wurde, ausschließlich an der Rückenwand auf. Es reicht hier von der Spitze bis gegen die Basis der Frucht zu und ist im oberen Teile mächtiger entwickelt als im unteren. Besonders charakteristisch ist es auch in der von der Rückenwand und der Placenta gebildeten Ecke ausgebildet. Die seitliche Begrenzung des in Rede stehenden Gewebes ist eine viel schärfere. Der in der reifen Frucht 10 bis 13 *mm* breite Gewebestreifen schließt beiderseits fast übergangslos an das grüne Parenchym der

seitlichen Bauchwandteile. Daß an letzteren das grüne Parenchym mächtiger ist, wurde schon früher erwähnt. Es zeigt hier am Querschnitt eine Dicke von 1·08 bis 1·20 *mm*, wogegen es an der Rückenwand nur 0·7 bis 0·8 *mm* dick wird. Aus den angeführten Zahlen ergibt sich eine Gesamtdicke der Rückenwand von zirka 1·5 bis 1·8 *mm* gegenüber einer Bauchwanddicke von 1·1 bis 1·3 *mm*. Die Verteilung des früher beschriebenen eigenartigen Gewebes, welches, wie schon Hildebrand erkannt hat, als Schwellgewebe und damit auch als Bewegungsgewebe der Frucht fungiert, wird aus Fig. 1 *a, b* noch näher ersichtlich. Auf die Schwellenschichte der Rückenwand und das grüne Parenchym der Bauchwand folgen dann die isolierten, mehr minder kollabierten und aufgelösten Zellen des »Markes«.

Nach dieser kurzen Schilderung des äußeren und inneren Baues der Frucht sei nun die Art und Weise des Aufspringens derselben in Erinnerung gebracht. Schon bei leiser Berührung der Spitze oder bei völliger Fruchtreife auch ohne eine solche springt die Frucht derart auf, daß sie sich an der Spitze öffnet und der mittlere, etwa 1 *cm* breite Streifen der Rückenwand sich mit großer Gewalt und mit einer mit dem Auge nicht zu verfolgenden Geschwindigkeit nach rückwärts umschlägt. Dabei wird die Placenta, die sich schließlich von der Bauchwand gänzlich losgelöst hat, mit der Rückenwand aber noch fest verwachsen ist, von letzterer mitgerissen und im Bogen nach rückwärts geschleudert, so daß die der Placenta nur lose anhaftenden Samen weit fortfliegen. Nach erfolgter Ausschleuderung sieht man, daß der entstandene Riß fast bis zur Basis der Frucht reicht und daß die nach rückwärts umgeschlagene Klappe sich einfach bis doppelt eingerollt hat. Gleichzeitig mit dem Zurückschnellen der Rückenwand erfahren auch die Bauch- und Seitenwände der Frucht eine starke Auswärtskrümmung, die indes nie zu einer Einrollung dieser Teile führt. Diese Auswärtskrümmung ist für die Ausschleuderung der Samen von größter Bedeutung. Denn da diese, wie erwähnt, nur lose an der Placenta haften, müßten sie, falls die Bauchwand unverändert bliebe, schon in der Frucht abreißen und in ihr stecken bleiben. Dies um so mehr,

als die Placenta, welche in der geschlossenen Frucht mit der Rückenwand einen spitzen Winkel einschließt, beim Aufspringen sich senkrecht zu letzterer zu stellen trachtet. Die angegebene Deutung halte ich für viel näher liegend als die Hildebrand's, welcher meint (l. c., p. 243), daß die »Placenta« bei unverändert bleibender Bauchwand, »wenn auch von ihr losgelöst, schwierig an ihr in die Höhe gleiten würde und bei dieser Reibung möglicherweise an ihrer Basis abbrechen, wodurch sie dann nicht fortgeschleudert werden könnte«. Eine Fortschleuderung der Placenta selbst habe ich niemals beobachtet.

Nach dieser kurzen Schilderung des Baues und des Aufspringens der Frucht sei nunmehr zur Beantwortung der Hauptfrage übergegangen, zu der Frage nämlich, auf Grund welcher Spannungsverhältnisse die Explosion erfolgt und welche Aufgaben die einzelnen Gewebe der Fruchtwand dabei zu erfüllen haben. Das Aufspringen selbst beweist nichts anderes, als daß an der Innen- und Außenseite der Fruchtwand verschiedene Spannungsverhältnisse bestehen. Dabei ist von vornherein nicht zu entscheiden, ob es sich um eine Druckspannung der Innenseite oder eine Zugspannung der Außenseite oder vielleicht um beides zugleich handelt, ebenso wenig, ob die Spannung durch ungleichartiges Wachstum oder durch verschiedene Turgeszenzverhältnisse der beiden Seiten zustande kommt. Ich will zunächst die Angaben anführen, die darüber in der Literatur zu finden sind. Hildebrand führt das Aufspringen auf eine »in besonders starker Spannung befindliche Zellschicht« zurück, auf jene Zellen nämlich, die wir schon früher als Schwellschichte kennen gelernt haben. Es handelt sich also nach ihm um eine Druckspannung der Innenseite, welche er folgendermaßen zustande kommen läßt: »Diese Zellen sind entstanden aus einfachen parenchymatischen . . .; später strecken sie sich in die Länge, bis zu einem Zeitpunkt, wo diese Streckung durch gegenseitigen Druck unmöglich gemacht wird und nun entsteht die Wellung der Wände, Fig. 6, eben durch dieses Bestreben, in die Länge zu wachsen. Diese Zellen sind daher in starker Längsspannung, werden also von den nach außen liegenden Zellschichten an

der Ausdehnung gehindert« (l. c., p. 242). Hildebrand führt die verschiedene Spannung also ausdrücklich auf verschieden starkes Wachstum, nämlich auf stärkeres Wachstum der Innenseiten, zurück. Den Beweis dafür bleibt er allerdings schuldig, da er keinen plasmolytischen Versuch angestellt hat. Streng genommen, hat er auch den Beweis für eine Druckspannung der Innenseiten nicht erbracht, denn eine Verlängerung derselben müßte ja auch dann zustande kommen, wenn in den Außenseiten eine starke Zugspannung herrschen würde, und Versuche mit isolierten Gewebestreifen sind von Hildebrand nicht angestellt worden. Nach dem Vorgebrachten ist es also nicht ganz richtig, wenn Jost¹ unter ausdrücklicher Berufung auf Hildebrand angibt, daß *Cyclanthera* im Mechanismus mit *Impatiens* übereinstimme. Das Aufspringen der Früchte von *Impatiens* ist durch die Untersuchungen von Eichholz² als osmotische Erscheinung sichergestellt, wogegen Hildebrand über die Turgeszenzverhältnisse von *Cyclanthera*-Früchten überhaupt keine Angaben bringt, vielmehr (in dem früher angeführten Zitat) die Spannung ausdrücklich durch Wachstum zustande kommen läßt. Daß Jost in der Sache selbst recht hat, ergibt sich erst aus meinen später zu beschreibenden Versuchen. Freilich war es von vornherein äußerst unwahrscheinlich, daß die tatsächlich bestehende hohe Spannung durch die Wachstumsenergie der sehr zartwandigen Zellen der Schwellschichte zustande komme, wie es auch wenig glaubhaft ist, daß die Wellung der Wände durch das gehemmte Bestreben der Zellen, in die Länge zu wachsen, zustande komme. Bei den anderen von ihm untersuchten Objekten, bei *Oxalis* (p. 237), *Impatiens* (p. 239) und *Cardamine* (p. 240) erklärt auch Hildebrand die auftretende Spannung als Turgeszenzerscheinung, auch bei *Momordica Elaterium* scheint er eine solche anzunehmen (p. 244/45) und nur bei *Cyclanthera* macht er eine Ausnahme. Außer den eben besprochenen Angaben Hildebrand's sind mir keine Beobachtungen über diese Frage bekannt geworden. Ich kann daher gleich mit der Besprechung meiner Ergebnisse beginnen.

¹ L. c., p. 505.

² L. c., p. 563.

Zunächst brachte ich reife, eben aufgesprungene und stark turgeszierende Früchte in 3⁰/₀-Kalialpeterlösung, dann, als diese keinerlei Wirkung zeigte, in eine 4⁰/₀-Lösung des genannten Salzes. In dieser wurden die Bauch- und Seitenwände der Früchte alsbald völlig schlaff und streckten sich gerade, ohne aber die in der geschlossenen Frucht besonders an der Bauchwand deutliche Krümmung wieder einzunehmen. Die zurückgerollte Klappe zeigte noch keine Veränderung. Nun wurden aufgesprungene Früchte in einer 5⁰/₀-Kalialpeterlösung durch 15 Minuten belassen. Nach Ablauf dieser Zeit waren die Rückenwände immer noch eingerollt, aber sie setzten jetzt dem Aufrollen mit der Hand einen viel geringeren Widerstand entgegen wie früher. Bei der eben aufgesprungenen Frucht ist eine solche Rückkrümmung normalerweise fast undurchführbar, da in der Regel die Klappe eher bricht, als sie sich in ihre ursprüngliche Lage zurückbringen läßt. Erst bei Verwendung einer 6⁰/₀-Lösung tritt, und zwar sehr rasch, die Plasmolyse ein, wobei sich die Rückwand aufrollt und gerade streckt. Die ursprüngliche, konvexe Krümmung, wie sie in der geschlossenen Frucht besteht, wird ebenso wie an den übrigen Wandteilen nicht mehr erreicht, und zwar auch dann nicht, wenn man konzentrierte wässrige Kalialpeterlösung einwirken läßt. Aus dem Gesagten geht bereits mit Bestimmtheit hervor, daß das Aufspringen der Früchte eine Erscheinung ist, die durch hohe Turgeszenz der inneren Partien der Fruchtwand zustande kommt, daß aber in der geschlossenen Frucht auch noch andersartige Spannungen bestehen, die nicht osmotischer Natur sind, Spannungen, welche es verhindern, daß in gänzlich plasmolysierten Früchten die Wände ihre ursprüngliche Form wieder annehmen.

Nach diesen Beobachtungen an der ganzen Fruchtwand galt es nun, die Spannungsverhältnisse ihrer einzelnen Gewebe zu studieren. Vor allem waren jene zwei Gewebe ins Auge zu fassen, denen die Hauptfunktionen beim Öffnungsmechanismus zukommen müssen, nämlich die Schwellenschichte und das Kollenchym. Daß die Schwellenschichte ihren Namen mit Recht erhalten hat, geht schon aus den beschriebenen Versuchen

hervor, welche erkennen lassen, daß auf der Innenseite der Rückenwand ein kräftiges, durch Turgor bewirktes Ausdehnungsbestreben herrscht. Ebenso ist klar, daß das subepidermale Kollenchym das mechanische Widerlager der Schwellschichte in der geschlossenen Frucht bildet. Darum ist es auch an der Rückenwand, welche, wie wir gesehen haben, die stärkste Spannung aufweist, am kräftigsten entwickelt. Um die Spannungsverhältnisse dieser beiden Gewebe isoliert zu prüfen, war es nur notwendig, aus reifen Früchten entsprechende Lamellen herauszuschneiden. Zunächst wurde an noch geschlossenen Früchten das Kollenchym der Rückenwand teilweise abgetrennt. Es geschah dies derart, daß mittels eines scharfen Skalpells von der Fruchtspitze an in entsprechender Tiefe ein Oberflächenschnitt bis über die Mitte der Rückenwand geführt wurde. Der so isolierte, nur aus Epidermis und Kollenchym bestehende Streifen streckte sich schon während des Schneidens gerade und verkürzte sich beträchtlich. Daraus geht hervor, daß sich das Kollenchym in der geschlossenen Frucht in elastischer Zugspannung befindet, welche größer ist als jene, die durch den Turgordruck in diesen Zellen hervorgerufen wird, eine Spannung, die durch das starke Ausdehnungsbestreben der inneren Schichten zustande kommt.

Der Umstand, daß sich isolierte Kollenchymlamellen gerade strecken, erklärt auch, warum sich die gänzlich plasmolysierten Wände der Frucht nicht einkrümmen, sondern gerade bleiben: nach Aufhebung des Turgors ist für die Lage der Wände das Verhalten ihrer festesten Elemente, der Kollenchymzellen, bestimmend. Für den Schleudermechanismus ist das Auftreten fester, in starker Spannung befindlicher Zellen auf der Außenseite von großer Bedeutung, denn es wird dadurch die Schnellwirkung wesentlich erhöht. Beim Aufspringen der Frucht summiert sich ja das Kontraktionsbestreben des Kollenchyms mit dem Expansionsbestreben der Schwellschichte. Gewisse Beobachtungen scheinen mir ferner dafür zu sprechen, daß dem Kollenchym beim Öffnen der Frucht noch eine weitere wichtige Aufgabe zukommt. Betrachtet man nämlich mediane Längsschnitte durch die Spitze der Frucht unter dem Mikroskop,

so sieht man folgendes: Die Spitze der Frucht wird durch eine Narbe gebildet, welche durch das Abfallen des Griffels von der reifenden Frucht zustande kommt. Diese Narbe wird ringsum von den Zellen der Epidermis, dann von denen des Kollenchyms umschlossen, welche hier frei endigen. Zwischen den beiderseitigen Kollenchymstreifen findet man am Längsschnitte das großzellige grüne Parenchym der Fruchtwand, welches auf der der Rückenwand zugekehrten Seite ziemlich mächtig ist und die zahlreichen Gefäßbündelelemente einschließt, welche ursprünglich in den Griffel führten. Gegen die Bauchwand zu ist die Parenchymschicht viel schmaler. Sie besteht aus wenigen, unter dem Kollenchym liegenden Zellagen, an welche sich nach innen zu ein Streifen von Zellen anschließt, welche sich im Zustande völliger Degeneration befinden. Diese Zellen sind durch ihre kollabierten Wände und den gänzlichen Stärkemangel sofort vom übrigen Parenchym zu unterscheiden; sie bilden jenen Streifen, in welchem die Loslösung der Placenta von der Bauchwand vor sich geht und reichen in ganz reifen Früchten bis an die Oberfläche der Narbe. An solchen Früchten, die knapp vor dem Aufspringen stehen, sieht man dann, daß die Kollenchymschichten, ihrer Spannung folgend, sich mehr oder minder nach außen zurückschlagen, dabei die ihnen fest anhaftenden Gewebe mitziehen und so das Auseinandertreten der Wände an jener Stelle bewirken, wo das beschriebene Trennungsgewebe liegt. Die Bildung der ersten Lücke geht also an der Griffelnarbe vor sich und scheint direkt durch die Spannung des Kollenchyms bewirkt zu werden. Die Turgeszenzverhältnisse der Kollenchymzellen wurden nicht bestimmt. Sicher ist, daß ihr Turgor geringer ist als der des Schwellgewebes, sonst könnte die durch letzteres bedingte elastische Spannung an freigelegten Lamellen nicht zurückgehen. Die Feststellung dieser Tatsache genügt für die vorliegende Untersuchung; eine genaue Bestimmung des osmotischen Druckes, der in diesen Zellen herrscht, wäre wegen der bedeutenden Länge derselben nur schwer ausführbar.

Nunmehr sollen die Turgeszenzverhältnisse des Schwellgewebes zur Sprache kommen. Isolierte Lamellen desselben krümmen sich schon während des Schneidens mit großer

Energie zurück. Zur Bestimmung des osmotischen Druckes mit Hilfe der plasmolytischen Methode bei mikroskopischer Beobachtung wurden nicht zu dünne Längsschnitte aus median halbierten, reifen Früchten hergestellt, nachdem vorher das Kollenchym und ein Teil des grünen Parenchyms an der betreffenden Stelle entfernt worden war. Die Beobachtung an Schnitten durch noch nicht aufgesprungene Früchte ist deshalb vorzuziehen, weil hier in die sich beim Ausdehnen des Schwellgewebes vergrößernden Intercellularen der Zellsaft der angeschnittenen Zellen eintritt, wogegen in aufgesprungenen Früchten die Intercellularen luftgefüllt sind, was die Beobachtung sehr erschwert. An den in angegebener Weise hergestellten Schnitten findet man stets zahlreiche intakte Zellen, und zwar in Längsansicht, an welchen folgende Bestimmungen leicht vorgenommen werden können. Zunächst wurden die Schnitte in Wasser betrachtet, wobei die Zellen das in Fig. 3 und 5 dargestellte Aussehen zeigen. Hierauf wurde an solchen Stellen der Präparate, welche mehrere intakte Zellen deutlich erkennen ließen, die Längs- und Querdurchmesser der letzteren mikrometrisch bestimmt, dann bei fortwährender Beobachtung Kalisalpetatlösungen verschiedener Konzentration zugesetzt und unter dem Deckglase durchgezogen. Eine 3%-Lösung ließ keinerlei Einwirkung erkennen, bei Verwendung von 4%-Lösung zeigte sich in einigen Präparaten die erste Spur einer Verkürzung der Zellen, in anderen trat eine solche erst in 4.5%-Lösung ein. Bei einer 5%-Lösung schritt die Kontraktion der Zellen weiter fort, erst eine 6prozentige konnte aber Plasmolyse bewirken, und zwar nach weiterer Volumabnahme. Diese mikroskopischen Befunde stimmen mit den früher mitgeteilten makroskopischen bestens überein: die völlige Entspannung des Gewebes erfolgt erst bei Zusatz einer 6%-Kalisalpetatlösung. Unter dem Mikroskop erkennt man, daß sich dabei die Zellen des Schwellgewebes in der Längsrichtung sehr ausgiebig, in der Querrichtung aber nur sehr wenig verkürzen. Nur die Wülste sind an gänzlich plasmolysierten Zellen eingesunken, wodurch die Intercellularen eine ovale Form erhalten (Fig. 4). Zahlreiche Messungen ergaben, daß sich die Zellen sehr regelmäßig um 25% ihrer ursprünglichen Länge

kontrahieren, so daß sie schließlich nur zirka drei Viertel ihres ursprünglichen Volumens besitzen. Die Zellwände sind also in ihrer Längsrichtung, nicht aber auch in ihrer Querrichtung, in hohem Maße elastisch dehnbar. Allerdings darf man die großen Volumunterschiede der Zellen in der geschlossenen und offenen Frucht nicht auf diesen Faktor allein zurückführen. Vielmehr ermöglicht die eigentümliche blasebalgartige Konstruktion der Zellen an sich schon Veränderungen im Volumen. Denken wir uns eine Zelle, die, ihren Spannungsverhältnissen folgend, die in Fig. 3 abgebildete Gestalt angenommen hat, der Länge nach zusammengedrückt, so erkennen wir, daß sie einem solchen Drucke leicht nachgeben kann, indem die Ansatzstellen der Wülste tiefer und in spitzeren Winkeln in das Lumen der Zelle einspringen und die Wülste selbst eine stärkere Krümmung erfahren. Diese Verhältnisse lassen sich in der geschlossenen Frucht tatsächlich beobachten. Wir können uns von ihnen leicht überzeugen, wenn wir reife Früchte in Alkohol fixieren und Längsschnitte durch das Schwellgewebe anfertigen. Dabei ergibt sich zunächst, daß das fixierte Gewebe beim Schneiden keine Ausdehnung mehr erfährt, ferner daß die Zellen durchwegs kürzer sind als in der aufgesprungenen Frucht und daß die stärker gewölbten Wülste mit ihren Ansatzlinien viel tiefer einschneiden (Fig. 6). Man erkennt aber auch, daß die Membranen dicker und die Glieder der Zellen kürzer sind als in der offenen Frucht. Die blasebalgartige Konstruktion in Verbindung mit der hohen Elastizität der Wände ermöglicht es also, daß die Zellen des Schwellgewebes in der geschlossenen Frucht auf einen so engen Raum zusammengedrängt sind und beim Öffnen derselben ihr Volumen so ausgiebig vergrößern. Es muß demnach die Schwellsschicht als ein seiner Funktion bestens angepaßtes Bewegungsgewebe bezeichnet werden.

Wollen wir nun aus dem Mitgeteilten den im Schwellgewebe herrschenden osmotischen Druck bestimmen, so stehen uns dafür zwei Wege offen. Wir berechnen ihn nämlich entweder aus jener Konzentration der Lösung, welche die erste Spur einer Verkürzung der Zellen bewirkt oder mit Hilfe der Lösung, welche die Plasmolyse herbeiführt. In letzterem Falle müssen wir natürlich die Volumabnahme der Zellen mit in

Rechnung ziehen. Wir haben gehört, daß eine 4 bis 4·5%-Kalisal peterlösung eine eben merkliche Verkürzung der Zellen zur Folge hat; daraus ergibt sich,¹ daß im Schwellgewebe ein osmotischer Druck von 14·0 bis 15·75 Atmosphären besteht, also ein Druck, der doppelt so groß ist als jener, den Eichholz² für das Schwellgewebe von *Impatiens* bestimmte (7·5 Atmosphären). Die Bestimmung des Druckes auf die zweite angegebene Weise muß folgendermaßen vorgenommen werden.³ Wie früher erwähnt, führt eine 6%-Kalisal peterlösung zur Plasmolyse, nachdem sich die Zellen um ein Viertel ihres ursprünglichen Volumens verkleinert haben. Infolge dieser Volumabnahme herrscht in den Zellen eine entsprechend — also um ein Viertel — größere Konzentration der osmotisch wirksamen Stoffe als in den normalen Zellen; somit ist auch der osmotische Druck in den verkürzten Zellen um ein Viertel größer als in den normalen. Da die isosmotische Lösung für die kontrahierten Zellen, wie mehrfach erwähnt wurde, eine 6%-Kalisal peterlösung ist, muß die Konzentration der für die unverkürzten Zellen isosmotischen Lösung um ein Viertel geringer sein, also 4·5% betragen. Diese Zahl stimmt mit der früher ermittelten bestens überein, sie entspricht dem angegebenen oberen Grenzwerte von 15·75 Atmosphären.

Es bleiben jetzt noch die Spannungsverhältnisse derjenigen Fruchtwandteile zu besprechen, welchen das Schwellgewebe fehlt und welche sich beim Aufspringen der Frucht wohl stark nach auswärts wenden, ohne sich aber einzurollen. Das Kollenchym befindet sich auch hier in starker Zugspannung und verkürzt sich, wenn es durch entsprechende Oberflächenschnitte isoliert wird, unter Geradestreckung. Intakte Zellen des grünen Parenchyms zeigen an entsprechenden Schnitten unter dem Mikroskop bei Zusatz von 3%-Kalisal peterlösung noch keinerlei Veränderung. Eine 4%-Lösung

¹ Vgl. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Leipzig 1897, Bd. I, p. 128/129.

² L. c., p. 563.

³ Vgl. L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Jena 1908, p. 499.

bewirkt schon starke Plasmolyse, ohne daß dabei eine erhebliche Kontraktion der ganzen Zelle eintritt. Der in diesem Gewebe herrschende osmotische Druck entspricht also zirka 3·5₀-%-Kalisalpetperlösung oder 12·25 Atmosphären. Er ist demnach geringer als der des Schwellgewebes und ein wichtiger Unterschied liegt darin, daß den Zellen des Parenchyms die große Elastizität der Membranen, welche das Schwellgewebe auszeichnet, fehlt. Daher erfolgt, wie auch die makroskopischen Beobachtungen lehrten, bei Zusatz von 4₀-%-Lösung schon gänzliche Entspannung.

Betrachten wir schließlich die Spannungsverhältnisse der Frucht und ihr Aufspringen im Zusammenhange, so können wir folgendes sagen. Die Innenseiten der Fruchtwände besitzen zur Zeit der Reife ein starkes, durch osmotischen Druck hervorgerufenen Ausdehnungsbestreben. Diesem dient als Widerlage ein überall unter der Epidermis auftretendes Kollenchym, das sich in der geschlossenen Frucht in elastischer Zugspannung befindet. Diese Spannung führt dazu, daß zunächst an jener Stelle der Frucht, an welcher der Gewebeverband unterbrochen ist, nämlich an der Griffelnarbe, eine Lücke entsteht. An dieser Narbe endigen nämlich die Kollenchymzellen frei und jener Streifen zugrunde gehender Parenchymzellen, der die Placenta von der Bauchwand trennt, reicht bis an diese Stelle. Dies ist auch der Grund, warum gerade ein Druck auf die Spitze der Frucht (die Griffelnarbe) den Schleudermechanismus am leichtesten auslöst. Das weitere Aufreißen der Frucht soll dann nach Hildebrand (l. c., p. 242/43) »nicht an einer ganz bestimmten, durch besonderen anatomischen Bau ausgezeichneten Linie stattfinden, sondern nur in einer durch die Form der ganzen Frucht bedingten Richtung«. Diese Angabe kann ich nur zum Teil bestätigen. Die Aufrißlinie ist nämlich nach meinen Untersuchungen sehr genau vorgezeichnet, sie entspricht vollkommen den seitlichen Begrenzungen des Schwellgewebes, d. h., die sich nach rückwärts umschlagende und einrollende Klappe ist ebenso breit als die Schwellenschichte. Überdies trennen sich, wie entsprechende Beobachtungen an aufgesprungenen Früchten lehren, die Epidermis- und die Kollenchymzellen wenigstens im obersten Teile der Frucht in

ihren Mittellamellen, sie weichen hier also unbeschädigt auseinander; erst weiter unten geht dann der Riß mitten durch die Zellen. Ob eine vorbereitende Auflösung der Mittellamellen erfolgt, konnte ich nicht entscheiden. Die starke Einrollung der Rückenwand wird durch die ungewöhnliche Dehnbarkeit der Zellwände des Schwellgewebes ermöglicht. Jener Teil dieses Gewebes, welcher die zwischen Rückenwand und Placenta gebildete Ecke ausfüllt, bewirkt, daß dieser in der geschlossenen Frucht spitze Winkel sich in der geöffneten zu einem rechten oder auch stumpfen erweitert. Dadurch wird die auf die Samen wirkende Schnellkraft ersichtlich erhöht und die Schnellbewegung jener ähnlich, die man mit dem Daumen und eingebogenem Zeige- oder Mittelfinger ausführt. Die Auswärtskrümmung der Bauch- und Seitenwände erfolgt in den durch die Form der Frucht bedingten Richtungen. Wegen der geringen Elastizität der Wände des hier als Schwellgewebe fungierenden Parenchyms kann es zu einer Umrollung nicht kommen.

Die Frage, welche Stoffe den hohen osmotischen Druck besonders des Schwellgewebes herbeiführen, konnte wegen des eingangs erwähnten Zugrundegehens des Materials nicht entschieden werden.

Erklärung der Abbildungen.

Cyclanthera explosans.

- Fig. 1. *a* medianer Längsschnitt, *b* medianer Querschnitt durch die reife Frucht. Natürl. Größe, etwas schematisch. Das Schwellgewebe ist dunkel gehalten.
- Fig. 2. Querschnitt durch das Kollenchym der Rückenwand. Vergr. 230.
- Fig. 3. Zwei intakte, turgeszente Zellen des Schwellgewebes aus einem Längsschnitte durch eine reife, noch nicht aufgesprungene Frucht. Optische Längsansicht, Vergr. 230.
- Fig. 4. Dieselben Zellen nach erfolgter Plasmolyse durch 6⁰/₀-Kalisalpetertlösung. Vergr. 230.
- Fig. 5. Oberflächenansicht einer turgeszenten Zelle des Schwellgewebes. Die gestrichelten Querlinien geben die Einschnürungsstellen der Zellwand an, die gestrichelten Ovale die Ansatzstellen der darüber liegenden Zelle. Vergr. 230.
- Fig. 6. Optischer Längsschnitt durch zwei Zellen der Schwellschichte aus einer reifen, vor dem Aufspringen in Alkohol fixierten Frucht. Vergr. 230.
- Fig. 7. Querschnitt durch das Schwellgewebe. Alkoholmaterial wie früher. Die gestrichelten Linien geben die bei tieferer Einstellung erscheinenden Einschnürungen der Membran an. Vergr. 285.